



UNIVERSIDAD DE SALAMANCA

FACULTAD DE PSICOLOGÍA

GRADO EN PSICOLOGÍA

**EI ROL DEL LÓBULO FRONTAL EN LA PERCEPCIÓN DEL
HUMOR**

Autora: Marta Margallo Iribarnegaray

Tutora: Dra. Valentina Ladera Fernández

Julio 2016

DECLARACIÓN DE AUTORÍA

Declaro que he redactado el trabajo “*El rol del lóbulo frontal en la percepción del humor*”, para la asignatura de Trabajo Fin de Grado en el curso académico 2015/2016 de forma autónoma, con la ayuda de las fuentes bibliográficas citadas en la bibliografía, y que he identificado como tales todas las partes tomadas de las fuentes indicadas, textualmente o conforme a su sentido.

ÍNDICE

1. INTRODUCCIÓN.....	1
2. OBJETIVOS.....	5
3. METOLOGÍA.....	5
3.1. Materiales.....	5
3.2. Procedimiento.....	14
3.3. Análisis de la información.....	17
4. RESULTADOS.....	18
5. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES.....	29
6. BIBLIOGRAFÍA.....	34

ÍNDICE DE FIGURAS

FIGURA 1. Selección de estudios de la primera búsqueda.....	15
FIGURA 2. Selección de estudios de la segunda búsqueda.....	16
FIGURA 3. Estudios empíricos clasificados por año de publicación.....	17

ÍNDICE DE TABLAS

TABLA 1. Descripción de las características de los estudios empíricos incluidos.....	6
TABLA 2. Principales resultados de los estudios empíricos sobre los mecanismos implicados en la percepción del humor.....	20
TABLA 3. Principales resultados de los estudios empíricos sobre la detección-resolución de incongruencias en el humor.....	22
TABLA 4.Principales resultados de los estudios empíricos sobre la experimentación del humor.....	24
TABLA 5. Principales resultados de los estudios empíricos sobre la influencia de las diferencias de la personalidad y la percepción del humor.....	25
TABLA 6. Principales resultados de los estudios empíricos sobre la influencia del género y la edad en la percepción del humor.....	27
TABLA 7. Principales resultados de los estudios empíricos sobre la influencia de las diferencias anatómicas cerebrales en la percepción del humor.....	27
TABLA 8.Principales resultados de los estudios empíricos sobre las implicaciones de las disfunciones cerebrales en la percepción del humor.....	28

RESUMEN

El humor ha sido fuente de interés y objeto de estudios desde hace más de dos siglos, siendo abordado por diversas áreas de estudios como la Filosofía clásica, la Filología, y posteriormente la Psicología. Es un constructo complejo y sus bases neurofuncionales no están no están claramente establecidas. La teoría más aceptada y utilizada dentro de la comunidad científica es el de detección-resolución de incongruencias del humor enunciado por Suls en 1972. El objetivo de este trabajo es analizar desde una perspectiva anatómico-funcional la implicación del lóbulo frontal en la percepción del humor. El material utilizado ha sido 26 artículos científicos de los cuales 23 son estudios empíricos y 3 son revisiones sistemáticas. Los resultados obtenidos en este trabajo indican la existencia de una red neuronal que implicaría al giro frontal superior en el proceso de la detección-resolución de las incongruencias. El giro frontal superior y el giro cingulado anterior en el procesamiento de información errónea en las incongruencias parcialmente irresolubles y la participación del córtex prefrontal medial y del sistema límbico durante la experimentación emocional del humor. En el estudio de la percepción del humor hay que tener presente la influencia de diferencias individuales como los rasgos de personalidad, la edad y el género.

Palabras clave: Córtex prefrontal. Detección de incongruencias. Humor. Neuropsicología. Percepción del humor. Resolución de incongruencias.

1. INTRODUCCIÓN

El humor es un concepto que ha sido ampliamente estudiado a lo largo de la historia por diferentes disciplinas científicas, como por ejemplo, la Filosofía, la Psicología o incluso la Filología (Wild et al., 2006). Pese a ello, su definición parece un trabajo aún no resuelto y sus bases neurofuncionales no están no están claramente establecidas (Arias, 2011). Lo que parece claro, es que el humor es entendido unánimemente como una característica especializada exclusivamente humana, que participa en nuestro pensamiento e interacciones sociales (Arias, 2011; Goel y Dolan, 2001; Nahemow, McCluskey-Fawcett y McGhee, 1986 citado en Du et al., 2013).

Existe varias teorías sobre el humor que pueden ser agrupadas en tres grandes categorías: - *la teoría de superioridad /denigración*; - *la teoría de la incongruencia*; - *la teoría de la reserva/control frente a alivio/descarga* (Martin, 2000; Perlmutter 2000 citado en Dios, 2005; Dios, Meléndez, y Casal, 2006; Vrticka, Black, y Reiss, 2013).

La teoría de la “*superioridad/denigración*” tiene su origen en la filosofía platónica y Aristotélica y es retomada posteriormente por Hobbes. Ambos filósofos griegos entendían el humor como un mecanismo destinado a la reafirmación de la superioridad del individuo frente a otros. Por ello el humor era considerado como una aptitud poco deseable, hasta el punto de que Platón prohibió la risa en su conocida academia. Posteriormente, Hobbes (1651) secundó esta idea con sus planteamientos al conceptualizar el humor como el resultado de la autoexaltación del individuo a costa de la humillación de otros. Esta teoría explica el humor centrándose en su contenido (Dios, 2005; Jauregui, 2012; Katz, 1993).

La teoría “*control versus descarga*” tiene su origen en Sigmund Freud y en su obra “*El chiste y su relación con el inconsciente*” (1905) (Dios et al., 2006). Para Freud los chistes serían mecanismos mediante los cuales el individuo puede liberar la energía agresiva y sexual reprimida. Desde esta perspectiva los chistes permitirían al individuo expresar aquello que la sociedad ha reprimido sin la connotación de amoral al expresarlo en forma de broma (Rolón, 2014). Los postulados de la descarga energética entendida como actividad fisiológica son posteriormente desarrollados, paradójicamente, por una Psicología de corte más biologicista y conductual (Fry, 2002 citado en Dios et al., 2006)

La teoría de la “*incongruencia*” es la más utilizada en los estudios experimentales sobre el humor (Warren y McGraw, 2016; Martin, 1998 citado en Dios, 2005). Ya Kant (1790) y Schopenhauer (1819) definieron la incongruencia como un componente fundamental del humor (Dios, 2005; Katz, 1993). Sin embargo, históricamente hablando ha existido, y continúa existiendo, cierto grado de disidencia en el ámbito científico. Entre, quienes consideran que la detección de la incongruencia es una condición suficiente para la producción del humor (Kant 1790 citado en Dios, 2005) y aquellos, mayoritarios, que se inclinan a pensar que esta debe ir seguida de una resolución exitosa de la incongruencia (Goldstein y McGhee, 1972; Katz, 1993; Samson, Zysset, y Huber, 2008; Schopenhauer, 1819; Dios, 2005; Shammi y Stuss, 1999; Suls, 1972; Warren y McGraw, 2016; Wild, 2006).

Suls publicó, en 1972, su teoría de “*detección-resolución de la incongruencia*”, instaurando en el mundo científico una explicación de corte cognitivo sobre los principios subyacentes al humor. Esta teoría consta de dos estadios. En el primero se produce una detección de la incongruencia, mientras que en el segundo se produce su resolución (Katz, 1993). Según este autor los principios de la resolución de incongruencias son similares a la resolución de problemas, en donde debe encontrarse una regla común que conecte las dos premisas que constituyen la incongruencia dentro un mismo marco (Katz 1993; Suls 1972). Es interesante la similitud, destacada por el propio Suls, entre la resolución de incongruencias y la resolución de problemas si consideramos que no nos reímos tras la resolución de un problema matemático pero sí lo hacemos tras escuchar un chiste. La diferencia estriba en que en la resolución de problemas los resultados son imprevisibles, pero no son incongruentes. Es decir, estos problemas siguen las premisas de un modo lógico. Por su parte, los finales de las bromas son incongruentes, no siguen de forma lógica las premisas. Es precisamente esta incongruencia lo que las hace ser también imprevisibles (Goldstein y McGhee, 1972).

Una variante más reciente de esta teoría es la teoría de la “*comprensión-elaboración*” de Wyer y Collin's, (1992). Según la cual el proceso de detección-resolución de la incongruencia conformaría la etapa de la comprensión, seguida de la elaboración. En esta segunda etapa, se realizan inferencias sobre el material previo en donde se valora el contenido humorístico. El nivel de humor experimentado vendría determinado por esta reelaboración (Papousek et al., 2013).

Según lo expuesto por Warren y McGraw (2016) el término incongruencia también ha sido empleado de forma vaga e imprecisa en la literatura científica. Estos autores realizan una clasificación en base a las acepciones más empleadas del término incongruencia. La incongruencia como algo sorprendente o inesperado; como yuxtaposición, donde dos estímulos incompatibles o con una baja tasa de asociación aparecen juntos; como atipicidad, relacionado con la sorpresa, algo que difiere de lo normalmente esperado; como violación, referido a cualquier estímulo que parezca amenazante, incorrecto o negativo en contraposición a lo que la persona considera aceptable.

Tradicionalmente el humor ha sido relacionado con el lóbulo frontal. Desde una perspectiva funcional, el lóbulo frontal está dividido en tres grandes regiones: el córtex motor (M1), el córtex premotor (CPM) y el córtex prefrontal (CPF).

La M1 se corresponde con el giro precentral y tiene una organización somatotópica. La activación de la M1 implica la activación motora de partes concretas del cuerpo. Sus principales aferencias proceden de la CPM y el área motora suplementaria. Su función es la de coordinar movimientos motores voluntarios. Recibe diversas aferencias desde el CPM, el tálamo y los ganglios basales entre otros (Carlson, 2006).

La CPM se encuentra inmediatamente anterior a la M1 y participa en la planificación y control de la función motora. Es por ello que está íntimamente ligada a la M1 y la medula espinal, gracias a las cuales puede ejecutar los movimientos. A su vez recibe diversas aferencias de la CPF, el área motora cingulada y áreas asociativas de la corteza parietal y temporal (Carlson, 2006). La CPF es la parte más anterior del lóbulo frontal. Presenta numerosas conexiones con el sistema límbico, por lo que juega un importante papel en el procesamiento y regulación de la información emocional, así como de otras zonas de asociación (Guyton y Hall, 1996). La CPF se encuentra a su vez subdividida en el córtex dorsolateral (CDL) el córtex prefrontal ventromedial o paralímbica (CVM), y el córtex orbitofrontal (COF). El CDL se encuentra en las áreas de Brodmann 9,10 y 46 (Valotassiou et al, 2015) y está asociada a procesos ejecutivos. La CVM presenta una gruesa red de aferencias y eferencias con la amígdala. Se considera que una de sus funciones principales es la de mediar entre el procesamiento cognitivo realizado en el córtex prefrontal y la información emocional procedente de la amígdala. La COF se encuentra en la parte más

anterior de la corteza frontal, por encima de las órbitas oculares. Comprende las áreas de Brodmann 10, 11, 13, 14, 47 y 12 (Rolls et al., 2015)

La COF ha sido descrita como una de las zonas más heterogénea a nivel de conectividad tanto a nivel cortical como subcortical. Podemos decir, que en cuanto a sus funciones existe cierto grado de acuerdo entre la comunidad científica. Encontrándose entre ellas la toma de decisiones y la detección de las situaciones de riesgo, la atribución de los estados mentales y emociones tanto de uno mismo como de otras personas (Teoría de la mente), el reconocimiento de expresiones faciales, el control de inhibición comportamental y su regulación (Alcaraz et al., 2015; Guyto y Hall, 1996).

La implicación del lóbulo frontal en la percepción del humor queda justificado por los hallazgos encontrados en la literatura científica sobre este tema. Especial relevancia cobran los estudios sobre el daño cerebral adquirido en el córtex prefrontal que conllevan déficits en la percepción y la comprensión del humor. Las investigaciones demuestran que el daño cerebral del córtex prefrontal derecho no impide a las personas detectar las bromas a través del elemento sorpresa implicado en las mismas. Sin embargo, tienen una mayor tendencia a identificar los finales ilógicos de las bromas y obtienen menores puntuaciones en el reconocimiento de las mismas. Estos datos apuntan a que las personas que presentan daño en el córtex frontal derecho comprenden la estructura de las bromas pero tienen problemas a la hora de discriminar el material humorístico del no humorístico. Es decir, presentarían un déficit en la resolución de las incongruencias. Por otra parte las personas con déficit en el cortex prefrontal izquierdo presentan problemas a la hora de detectar las incongruencias implicadas en las bromas, pero presentan un mejor rendimiento en la integración de la información necesaria para la comprensión del humor. Es decir, el déficit estaría en la detección de la incongruencia (Marinkovic et al., 2011 ; Stuss et al., 2002).

2. OBJETIVOS

El objetivo general de este trabajo es analizar desde una perspectiva anatómico-funcional la implicación del lóbulo frontal en la percepción del humor.

3. METODOLOGÍA

3.1. Materiales

Los materiales empleados en la realización de este trabajo son 26 artículos científicos de los cuales 23 son estudios empíricos y 3 son revisiones sistemáticas. En la tabla 1 se presentan las características de los estudios empíricos incluidos.

Tabla 1. Descripción de las características de los estudios empíricos incluidos

Estudio	Diseño	Objetivos	Participantes	Metodología
Amir, Biederman, Wang, y Xu, (2015)	Transversal	- Delimitar la red neuronal implicada en la percepción del humor	-Sujetos sin trastornos neurocognitivos y/o psicopatológicos (n=15) -Rango de edad: 19 a 31 años	-Técnica IRMf -Estímulo visual estático. Dibujos de objetos retratados desde perspectivas inusuales sacados de Nishimoto et al (2010) y su posterior interpretación. La descripción puede ser graciosa (sorprendente) o no graciosa (esperada) -Tarea: Visualizar los dibujos indicando el nivel de humor experimentado en una escala tipo Likert 1 - 4.
Akimoto et al., (2014)	Transversal	- Determinar las estructuras cerebrales implicadas en el procesamiento de la ironía y su experimentación emocional.	-Sujetos sin trastornos neurocognitivos y/o psicopatológicos (n=35) -Rango de edad:18 a 23 años	-Técnica IRMf -Estímulo verbal semántico: Historia con tres personajes (personas que están desde el final hasta el final de la historia P1 y P2 y persona que aparece al principio y al final pero no durante la realización de la acción P3) Comienzo de la historia: P1 anticipa al grupo que tiene las capacidades suficientes para realizar una acción. P3 desaparece, P1 y P2 comienzan la acción. 4 posibles Finales: P1 realiza la acción correctamente y P2 le felicita (final congruente); P1 realiza la acción correctamente y P3 le felicita (relleno); P1 realiza con dificultades la acción y P2 le felicita (incongruencia con intención irónica); realiza con dificultad la acción y P3 le felicita (incongruencia irresoluble) -Tarea: Leer las historias identificándose con quien realiza la acción.(P1) Posteriormente, indicar cuando la P2 está siendo irónica o literal y puntuar en una escala Likert de 1 a 7, el grado de ironía, gracia y emoción negativa experimentada
(Bekinschtein, Davis, Rodd, & Owen, 2011)	Transversal	- Determinar la implicación del GFI y el GTI en la resolución de incongruencias	-Sujetos sin trastornos neurocognitivos y/o psicopatológicos (n=12) -Rango de edad: 18 a 35 años	- Técnica IRMf -Estímulo verbal fonológico. Bromas con ambigüedad semántica (AJ); bromas sin ambigüedad (UJ); frases con ambigüedad semántica (AS); frases sin ambigüedad (US) -Tarea: Escucha activa. Posteriormente, indicar el nivel de humor experimentado en una escala tipo Likert 1-7

Tabla 1 (Continuación). Descripción de las características de los estudios empíricos incluidos

Cannon, Lubar, Clements, Harvey, y Baldwin, (2008)	Transversal	<ul style="list-style-type: none"> - Determinar la red neuronal implicada en la evaluación subjetiva de las bromas. -Determinar la implicación del giro cingulado y el cortex frontal en la evaluación de las burlas como apropiadas/inapropiadas y graciosas/ no graciosas 	<ul style="list-style-type: none"> - Sujetos sin trastornos neurocognitivos y/o psicopatológicos (n=12) -Rango de edad: 18 a 32 años 	<ul style="list-style-type: none"> -Técnica EEG -Estímulo verbal semántico. Ocho bromas populares -Tarea: Cumplimentar una escala tipo Likert 1 a 5 sobre su evaluación subjetiva de las burlas. Posteriormente, evaluar las ocho bromas como graciosas o no graciosas.
Chan, Chou, Chen, y Liang, (2012)	Transversal	<ul style="list-style-type: none"> -Determinar las redes neuronales implicadas en la percepción del humor y su experimentación emocional. 	<ul style="list-style-type: none"> -Sujetos sin trastornos neurocognitivos y/o psicopatológicos (n=20) -Rango de edad: 20 a 29 años 	<ul style="list-style-type: none"> -Técnica IRMf -Estímulo verbal semántico. Historias con finales graciosos (incongruencia, Obtuvieron más de un 5 en una escala tipo Likert 1-9); historias no graciosas; “garden path sentences” (frases gramaticalmente correctas pero ambiguas, implican detección-resolución de la incongruencia). -Tarea: Leer de las historias, indicando si son percibidas como graciosas. Posteriormente, valorar en una escala tipo Likert 1- 9 el grado de gracioso y comprensible
Chan et al., (2013)	Transversal	<ul style="list-style-type: none"> -Delimitar las estructuras cerebrales implicados en la detección – resolución de incongruencias 	<ul style="list-style-type: none"> -Sujetos sin trastornos neurocognitivos y/o psicopatológicos (n=22) -Rango de edad: 20 a 29 años 	<ul style="list-style-type: none"> -Técnica IRMf -Estímulo verbal semántico. Historias con finales graciosos (incongruencia y sorpresa); finales lógicos (no divertidos); finales ilógicos (incongruencia irresoluble) -Tarea: Leer las historias indicando si se han comprendido.
Du et al., (2013)	Transversal	<ul style="list-style-type: none"> - Delimitar las estructuras cerebrales implicadas en la detección de incongruencias 	<ul style="list-style-type: none"> -Sujetos sin trastornos neurocognitivos y/o psicopatológicos (n=14) -Rango de edad: 18 a 22 años 	<ul style="list-style-type: none"> - Técnica PRE - Estímulo verbal semántico: Historias con final gracioso o no gracioso. Se consideraron graciosas aquellas historias que obtuvieron al menos un 4 en escala tipo Likert 1-5 -Tarea: Visualizar los videos e indicar si se consideran graciosos o no.

Tabla 1 (Continuación). Descripción de las características de los estudios empíricos incluidos

Goel y Dolan, (2007)	Transversal	-Determinar las estructuras neuronales implicadas en la regulación social del humor	- Sujetos sin trastornos neurocognitivos y/o psicopatológicos (n=16) -Rango de edad: 17 a 37 años	-Técnica IRMf -Estímulo visual estático. Dibujos graciosos y socialmente aceptables; dibujos graciosos y socialmente no aceptables; dibujos no graciosos y socialmente aceptables; dibujos no graciosos y no aceptables socialmente. Se consideraron graciosos los dibujos que previamente alcanzaron al menos un 5 en la escala tipo Likert 1-7. La condición de dibujos socialmente no aceptables se constituía por la aparición de material sexual. -Tarea: Visualizar el video. Posteriormente, indicar en una escala tipo Likert 1-7 el nivel de humor experimentado y el grado en que los estímulos son considerados socialmente inapropiados
Juckel et al., (2011)	Transversal	- Determinar la relación entre el volumen del córtex frontal y la risa inducida por el humor	-Sujetos sin trastornos neurocognitivos y/o psicopatológicos (n=31) -Rango de edad: 19 a 52 años	-Técnica IRMf -Estímulo visual dinámico: Cortometrajes de comedias de Mr. Bean -Tarea: Visualización del cortometraje
Marinkovic et al., (2011)	Transversal	-Determinar las redes neuronales implicadas en la detección-resolución de incongruencias	-Sujetos sin trastornos neurocognitivos y/o psicopatológicos (n=10) -Rango de edad: 23 a 30 años	- Técnica MEG -Estímulo verbal semántico. Proyección de preguntas y ,tras 1.83 segundos, su respuesta Tipo de respuestas: graciosas (incongruencia y sorpresa) ; no graciosas (lógica); no lógicas (incongruencia irresoluble) Para la clasificación de los estímulos en categorías fueron evaluados en función de las características de sorprendente y lógico. -Tarea: Lectura de los estímulo, indicando si se consideraban graciosos o no graciosos.
Meletti et al., (2015)	Transversal	-Determinar la red neuronal implicada en la risa inducida en pacientes con cataplexia	-Sujetos con cataplexia (n=21) -Rango de edad: 9 a 14 años	- Técnica IRMf -Estímulo visual dinámico. Se entrevistó a los sujetos para conocer sus gustos humorísticos y se seleccionaron los videos elegidos por ellos. -Tarea: Visualizar los videos. Posteriormente, indicar el parámetro gracioso en una escala Likert 1-10

Tabla 1 (Continuación). Descripción de las características de los estudios empíricos incluidos

Estudio	Diseño	Objetivos	Participantes	Metodología
Neely, Walter, Black, y Reiss, (2012)	Transversal	-Determinar las redes neuronales implicadas en la percepción del humor en niños	-Sujetos sin trastornos neurocognitivos y/o psicopatológicos (n=15) -Rango de edad: 8 a 12 años	-Técnica IRMf -Estímulo visual dinámico. Videos de diversa temática y naturaleza: Videos graciosos (obtuvieron un 5 o más en una escala tipo Likert 1 a 8 sobre el parámetro gracioso. Ejemplo de video: gente tropezándose, mascotas realizando trucos...); videos agradables (obtuvieron un 5 o más en escala tipo Likert sobre el parámetro agradable y un 4 o menos en el parámetro gracioso); Videos neutros (obtuvieron un 4 o menos en el parámetro gracioso y agradable) -Tarea: Visualizar los videos indicando si les gustaba o no. Posteriormente, valorar en una escala tipo Likert 1-8 el grado de gracioso y agradable
Osaka, Yaoi, Minamoto, y Osaka, (2014)	Transversal	-Delimitar la red neural implicada en la resolución de incongruencias y la experimentación del humor	-Sujetos sin trastornos neurocognitivos y/o psicopatológicos (n=16) -Rango de edad: 21 a 26 años	-Técnica IRMf -Estímulo verbal semántico: Comics Manga gracioso; comics manga no gracioso. Para realizar la clasificación se tomó como graciosos aquellos comics que puntuaron al menos un 4 en una escala Likert 1-7 -Tarea: Lectura de los comics
Papousek et al., (2013)	Transversal	-Determinar si las diferencias individuales en la asimetrías del córtex prefrontales influyen en la percepción del humor	-Sujetos sin trastornos neurocognitivos y/o psicopatológicos (n=42) -Rango de edad: 18 a 36 años	-Técnica EEG - Task Force Monitor, (TFM; CNSystems, Graz, Austria) Para las medidas cardiovasculares -Estímulo visual estático. Dibujos con distintos tipos de incongruencias: (PUN);(SEM);(TOM) Mismos empleados en (Samson et al., 2008) -Tarea: Primera sesión: Análisis con EEG. Segunda sesión Visualizar los dibujos indicando si se han comprendido o no. Posteriormente, indicar el nivel de humor experimentado.

Tabla 1 (Continuación). Descripción de las características de los estudios empíricos incluidos

Estudio	Diseño	Objetivos	Participantes	Metodología
Rapp et al., (2008)	Transversal	-Determinar si la activación en áreas corticales durante la percepción del humor puede predecirse a partir de las puntuaciones en alegría (Cheerful personality. Cuestionario STCI-T, Rapp)	- Sujetos sin trastornos neurocognitivos y/o psicopatológicos (n=10) -Rango de edad: 20 a 25 años	- Técnica IRMf - Estímulo visual dinámico. El mismo empleado por (Wild et al., 2006) -Tarea: Visualizar el video. Posteriormente, indicar en una escala tipo Likert 0-6 el nivel de humor experimentado. Complementar el cuestionario STCI-T (State-Trait- Cheerfulness-Inventory) (Ruch, Köhler y van Thriel, 1997)
Reiss et al., (2008)	Transversal	-Delimitar la red neuronal implicado en el procesamiento del humor de pacientes con cataplexia	- Sujetos sin trastornos neurocognitivos y/o psicopatológicos (n=12) -Rango de edad: 22 a 30 años -Sujetos con narcolepsia con cataplexia (n=10) -Rango de edad: 23 a 36 años	- Técnica IRMf -Estímulo visual dinámico. Dibujos animados gracioso y no graciosos. Sólo aquellos que fueron considerados por los sujetos como graciosos fueron incluidos en el estudio. Tarea: Visualizar los dibujos indicando cuales eran percibidos como divertidos
Samson et al., (2008)	Transversal	-Delimitar la red neuronal implicada en la resolución de incongruencias	-Sujetos sin trastornos neurocognitivos y/o psicopatológicos (n=17) -Rango de edad: 23 a 30 años	-Técnica IRMf -Estímulo visual estático. Dibujos con incongruencias visuales (PUN); dibujos con incongruencias semánticas (SEM); dibujos con incongruencias que requieren de la teoría de la mente (TOM). (Todos fueron comprendidos en un máximo de 7 segundos y obtuvieron la misma puntuación en el parámetro gracioso) -Tarea: Visualizar los dibujos e indicar si se han comprendido. Posteriormente, indicar el nivel de humor experimentado en una escala tipo Likert 0-6

Tabla 1 (Continuación). Descripción de las características de los estudios empíricos incluidos

Estudio	Diseño	Objetivos	Participantes	Metodología
Samson, Hempelmann, Huber, y Zysset, (2009)	Transversal	<p>-Diferenciar las estructuras implicadas en el la resolución de incongruencia y en aquellas situaciones irresolubles (incongruencia parcialmente irresoluble con alto grado de incongruencia residual)</p> <p>-Determinar si existe correlación entre la dimensión búsqueda de emociones y el procesamiento del humor.</p>	<p>-Sujetos sin trastornos neurocognitivos y/o psicopatológicos (n=17)</p> <p>-Rango de edad: 23 a 30 años</p>	<p>-Técnica IRMf</p> <p>-Estimulo visual estático. El mismo empleados en (Samson et al., 2008) Los dibujos fueron distribuidos equitativamente en las categorías de: Resolución de incongruencia (incongruencia) y humor sin sentido (incongruencia parcialmente irresoluble con alto grado de incongruencia residual). Para la clasificación en estos dos grupos, los estímulos fueron evaluados en función de las características de grotesco, sutil e incongruencia residual.</p> <p>-Tarea: Visualizar los dibujos e indicar si se han comprendido. Posteriormente, indicar el nivel de humor experimentado en una escala tipo Likert 0-6</p> <p>-Complementación de la escala de búsqueda de emociones (Zuckerman, 1994) y el 3WD (Ruch, 1992)</p>
Sawahata, Komine, Morita, y Hiruma, (2013)	Transversal	- Delimitar anatómica y temporalmente el procesamiento del humor	<p>-Sujetos sin trastornos neurocognitivos y/o psicopatológicos (n=10)</p> <p>-Rango de edad: 20 a 44 años</p>	<p>-Técnica IRMf</p> <p>- Estimulo visual dinámico: Recopilación de comedias de televisión.</p> <p>-Tarea: Visualizar el video, indicando el nivel de humor experimentado a través de un dispositivo de respuesta de estilo deslizante.</p>
Shibata, Terasawa, y Umeda, (2014)	Transversal	-Delimitar la red neuronal implicada en la percepción y experimentación del humor	<p>-Sujetos sin trastornos neurocognitivos y/o psicopatológicos (n=20)</p> <p>-Rango de edad: 20 a 34 años</p>	<p>-Técnica IRMf</p> <p>-Estímulo verbal semántico: Historias cortas con finales graciosos (se incluyeron aquellas que alcanzaron mayores puntuaciones en el parámetro gracioso); historias cortas con finales no graciosos (lógicos). En ambas historias la línea base fue la misma, lo que se modificaba era el final de la historia. Creado por (Nouchi, 2004)</p> <p>-Tarea: Leer las frases indicando si se consideraban graciosas o no. Posteriormente, indicar en una escala Likert 1-5 el nivel de humor experimentado</p>

Tabla 1 (Continuación). Descripción de las características de los estudios empíricos incluidos

Estudio	Diseño	Objetivos	Participantes	Metodología
(Sawahata et al., 2013)	Transversal	- Delimitar anatómica y temporalmente el procesamiento del humor	-Sujetos sin trastornos neurocognitivos y/o psicopatológicos (n=10) -Rango de edad: 20 a 44 años	-Técnica IRMf - Estimulo visual dinámico: Recopilación de comedias de televisión. -Tarea: Visualizar el video, indicando el nivel de humor experimentado a través de un dispositivo de respuesta de estilo deslizante.
(Shibata et al., 2014)	Transversal	-Delimitar la red neuronal implicada en la percepción y experimentación del humor	-Sujetos sin trastornos neurocognitivos y/o psicopatológicos (n=20) -Rango de edad: 20 a 34 años	-Técnica IRMf -Estímulo verbal semántico: Historias cortas con finales graciosos (se incluyeron aquellas que alcanzaron mayores puntuaciones en el parámetro gracioso); historias cortas con finales no graciosos (lógicos). En ambas historias la línea base fue la misma, lo que se modificaba era el final de la historia. Creado por (Nouchi, 2004) -Tarea: Leer las frases indicando si se consideraban graciosas o no. Posteriormente, indicar en una escala Likert 1-5 el nivel de humor experimentado
Vrticka, Neely, Walter, Shelly, Black, y Reiss, (2013)	Transversal	- Determinar si existen diferencias en el procesamiento del humor entre niños y niñas	-Sujetos sin trastornos neurocognitivos y/o psicopatológicos (n=22) -Rango de edad: 6 a 13 años	- Técnica IRMf -Estímulo visual dinámico. Videos positivos, graciosos y neutros. El mismo empleado en (Neely et al., 2012) -Tarea: Visualizar el video indicando si les gustaba o no. Posteriormente, valorar en una escala tipo Likert 1-8 el grado de gracioso y agradable

Tabla 1 (Continuación). Descripción de las características de los estudios empíricos incluidos

Estudio	Diseño	Objetivos	Participantes	Metodología
Wild et al., (2006)	Transversal	<ul style="list-style-type: none"> - Delimitar la red neural implicada en la percepción y experimentación del humor. - Delimitar las regiones asociadas a la sonrisa voluntaria y la sonrisa como expresión de la experimentación del humor 	<ul style="list-style-type: none"> - Sujetos sin trastornos neurocognitivos y/o psicopatológicos (n = 13) - Rango de edad: 18 a 25 años 	<ul style="list-style-type: none"> -Técnica IRMf -Estímulo visual dinámico. Video de dibujos animados mudos creado por el cartonista <i>Gary Larson</i>. Se introdujo una línea base de dibujos no divertidos en proporción 3:1. Se consideraron graciosos aquellos dibujos que fueron puntuados con más de un 1 en una escala Likert 1-5 en la característica gracioso -Tarea: Visualizar el video. Posteriormente, indicar en la escala tipo Likert 1-5 el nivel de humor experimentado.

Nota. EEG = Electroencefalograma; IRMF= Imagen por resonancia magnética funcional; MEG=Magnetoencefalografía; PRE= Potenciales relacionados con eventos

3.2. Procedimiento

El procedimiento seguido para la realización de este trabajo se especifica a continuación.

Se han realizado dos búsquedas científicas para la obtención de la información durante el mes de marzo de 2016 utilizando las bases de datos Scopus, Medline, Psycinfo y Pubmed.

1) Para la realización de la primera búsqueda se emplearon las palabras clave *“frontal lobe”*, *“humor”*, *“humour appreciation”*, *“perception of humor”* y *“humour processing”* obteniéndose un total de 2120 documentos. Posteriormente se establecieron límites temporales, delimitando la búsqueda a los documentos publicados entre enero de 2006 y marzo de 2016 obteniendo así un total de 1549 trabajos.

A continuación, debido al alto número de documentos obtenidos se establecieron los siguientes criterios de inclusión: - trabajos realizados con humanos; - escritos en lengua inglesa o española; y - que los términos de búsqueda aparecieran en el título, resumen y/o palabras claves. El resultado obtenido fue de 89 trabajos. Posteriormente, se eliminaron los documentos repetidos y aquellos que tras la lectura de su resumen no abordaban de manera concreta el objetivo propuesto en este trabajo, obteniendo un total de 13 artículos. (Ver figura 1)

2) Introduciendo las palabras clave *“prefrontal cortex”*, *“humor”*, *“humour appreciation”*, *“perception of humor”* y *“humour processing”*, se realizó la segunda búsqueda bibliográfica. Se empleó el mismo procedimiento y criterios de selección que los expuestos en la primera búsqueda. El número total de documentos obtenidos en esta segunda búsqueda fue de 21 artículos. (Ver figura 2)

Finalmente, tras la comparación de los resultados obtenidos en ambas búsquedas se eliminaron los duplicados. Obteniéndose un total de 26 artículos.

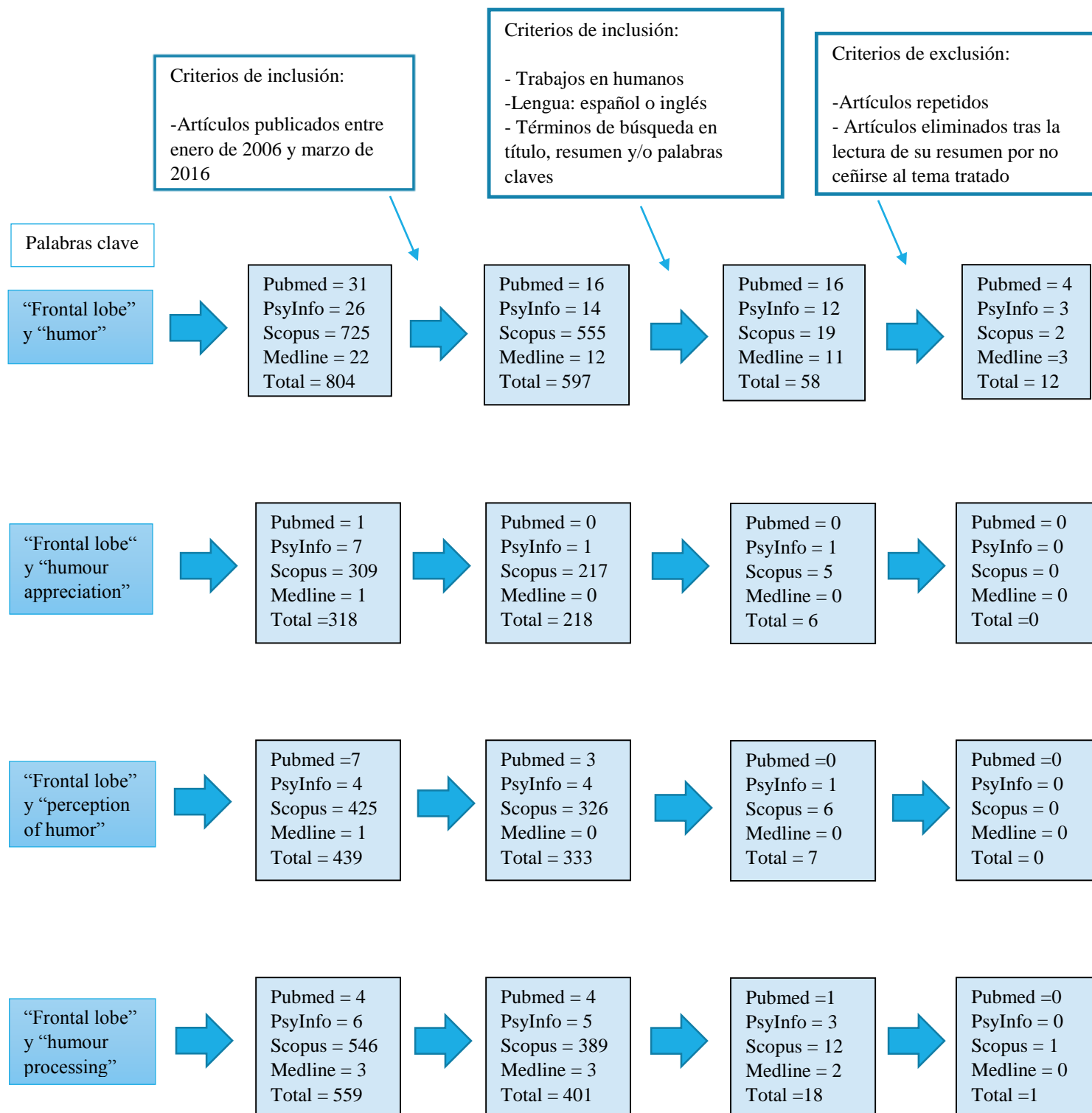


Figura 1. Selección de estudios.

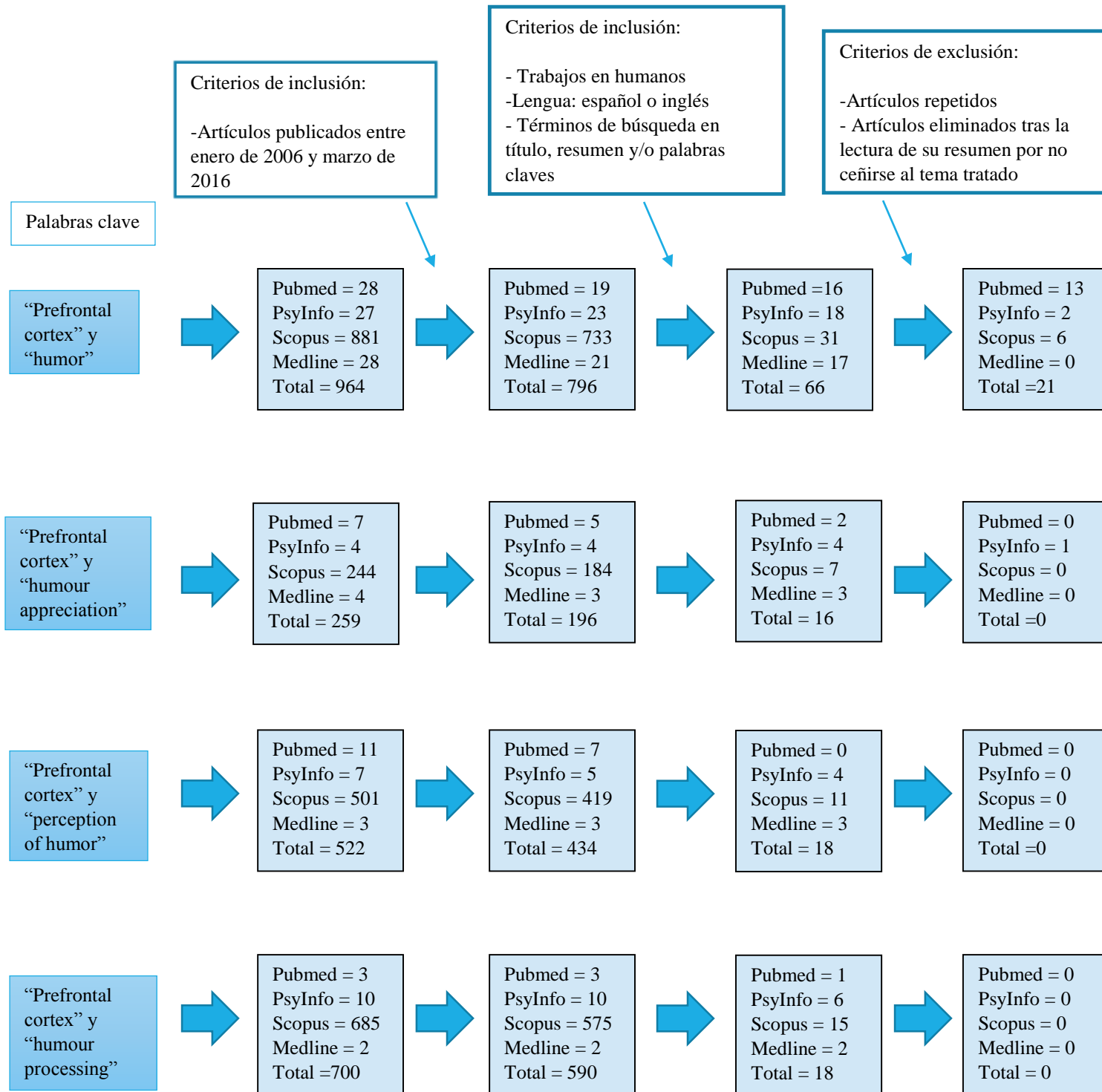


Figura 2. Selección de estudios

3.3. Análisis de resultados

El material fue clasificado cronológicamente, desde el año 2006 hasta la actualidad para clarificar la visión evolutiva de la investigación (Ver figura 3).

En cuanto al análisis de los resultados, el material se clasificó en dos apartados, para una mayor claridad. En el primero se analizaron los estudios que se centraron en el estudio de las redes implicadas en la percepción del humor. En el segundo, se analizaron aquellos que estudian distintos factores a nivel cualitativo que influyen en la percepción del humor.

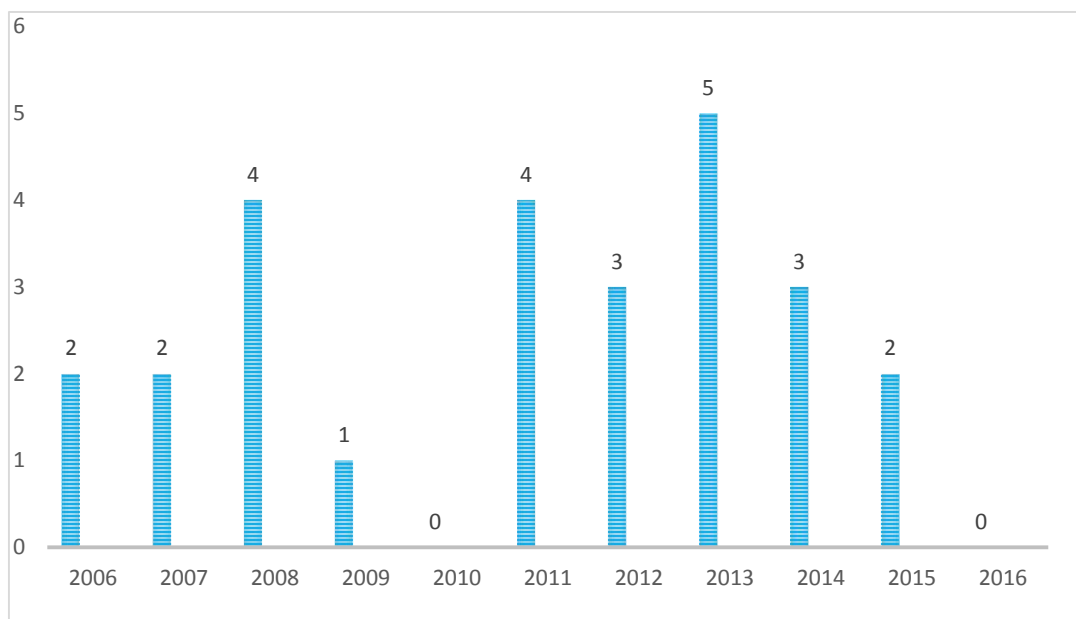


Figura 3. Número de estudios analizados por año de publicación

4. RESULTADOS

Los resultados se expondrán en dos apartados. En el primero se analizan los resultados de los estudios referentes a las redes neuronales implicadas en la percepción del humor. Dentro de este apartado los estudios serán clasificados en función del paradigma experimental utilizado y el tipo de técnica de neuroimagen. En el segundo se analizan los resultados de los estudios que analizan las diferencias cualitativas que influyen en la percepción del humor. Los resultados son clasificados en función del tipo de cualidad estudiada y el tipo de técnica empleada.

Estudios que investigan las redes neuronales implicadas en la percepción del humor: El 65,4% (n=17) del total del material analizado analiza este tema. De ellos el 11,8% (n=2) son revisiones y el 88,2% (n=15) emplean técnicas de neuroimagen IRMf, o electrofisiológicas (MEG y PRE).

Para la obtención de los resultados sólo se han tenido en cuenta los trabajos que estudian este tema desde un punto de vista empírico. Excluyéndose las revisiones bibliográficas y dos trabajos, (Cannon et al., 2008; Sawahata et al., 2013) que pese a ser empíricos se centran en el estudio del papel del giro cingulado durante la percepción del humor y de la variable temporal durante la percepción del humor respectivamente. Sus resultados se expondrán a continuación.

El 100% (n=13) de los estudios empíricos analizados demuestran la implicación del CPF. El 84,6% (n=11) emplean IRMf encontrando que el córtex prefrontal medial (CPFM) es mencionado en un 63,63% (n=7). En cuanto al giro frontal inferior (GFI) este aparece en un 54,54% (n=6). El giro frontal inferior (GFS) es mencionado tan solo en el 36,36% (n=4) de las veces. En cuanto a los estudios de MEG, 8,56% (n=1) se habla del GFS y el GFM. Por su parte, los estudios de PRE, que representan también el 8,56% (n=1) destacan la activación del GFM durante la percepción del humor. Finalmente, los estudios de IRMf señalan la activación de la corteza temporo-parieto-occipital (T-P-O) en un 27,27% (n=3) y de la corteza temporo-parietal (T-P) un 45,45% (n=5).

Hay dos estudios que investigaron concretamente el papel del giro cingulado (GC) en la evaluación de las bromas (Cannon et al., 2008) y el tiempo de procesamiento del humor

(Sawahata et al., 2013). En el primero, se relató que el giro cingulado anterior (GCA) es activado durante la evaluación de la aprobación social del chiste. Mientras que es el giro cingulado posterior (GCP) quien evalúa las bromas como divertidas o no divertidas. En el segundo, (Sawahata et al., 2013) encontraron que las experiencias humorísticas pueden ser codificadas a partir de las respuestas obtenidas con fMRI en el córtex prefrontal dorsolateral (CPFDL) derecho y el LT derecho hasta dos segundos antes de que se produzca la percepción del humor. Los autores argumentan que la codificación del humor se produce en áreas específicas del cerebro hasta 5 segundos antes de que se produzca la percepción consciente del mismo.

A continuación se presentan los resultados en función del tipo de paradigma experimental empleado y técnicas de neuroimagen.

-Estudios que comparan los efectos de los estímulos graciosos frente a los graciosos:

El 53% (n=9) estudian el humor desde esta perspectiva, de los cuales un 47% (n=8) emplean técnicas de neuroimagen y electrofisiológicas y el 5,9% (n=1) es un trabajo de revisión. Los aquí incluidos estudian la percepción del humor a través de la comparación entre estímulos graciosos y no graciosos. El tipo de estímulo empleado son de tipo visual dinámicos o semánticos: videos y dibujos y verbales de tipo semánticos: chistes, historias con finales graciosos y comics magas. En el análisis de datos no se han encontrado diferencias significativas en las zonas de activación en función del tipo de estímulo empleado.

De entre los estudios empíricos el 75 % (n=6) estudia las redes neuronales activadas tras la presentación de estímulos graciosos: 62,5 % (n=5) emplean IRMf y 12,5% (n=1) PRE. De los estudios que utilizan PRE, el 100% (n=1) señala la activación del CPM durante la estimulación humorística. De los estudios que emplean IRMF el 20% (n=1) habla del CPM. El 60% (n=3) habla de la activación del GFI y sólo el 20% (n=1) menciona el GFS. Es destacable que en un artículo en el que se estudia la percepción del humor en niños (Neely et al., 2012) la activación del GFI aparece ya en niños de al menos seis años de edad. Existiendo una correlación negativa entre el nivel de activación y la edad. Por otra parte, en el 60% (n=3) de los estudios se destaca la activación de la corteza T-P-O durante la percepción del humor. Siendo del 40% (n=2) las menciones a la corteza T-P (Ver tabla 2).

El 25% (n=2) restante de las investigaciones empíricas: (Cannon et al., 2008; Sawahata et al., 2013) han sido ya comentadas en el apartado anterior.

En el artículo de revisión (Taber, Redden, y Hurley, 2007) se señala la implicación del GFI, la UTP, áreas temporales y mesolímbicas durante la percepción del humor.

Tabla 2. Principales resultados de los estudios empíricos sobre los mecanismos implicados en la percepción del humor

Autor	Principales resultado
Amir et al., (2015)	-la UT-O seguida de la UT-P y el CPFM son activadas durante la percepción del humor
Cannon et al., (2008)	-El GCA es activado durante la evaluación de la adecuación de las bromas, en base a actitudes personales -El GCP es activado durante la evaluación de las bromas “buenas-malas”
(Du et al., 2013a)	-El GFM izquierdo y GT izquierdo son activados durante la percepción del humor (350-450ms) - El GCA es activado inmediatamente después (600-800ms)
Neely et al., (2012)	-La UT-O-P está implicada en la percepción del humor - El GFI (AB 44), el giro postcentral (AB 2) y el núcleo accumbes presentan una mayor actividad en edades tempranas
Osaka et al., (2014)	-La UT-P y el GFF son activados durante la percepción del humor
Sawahata et al., (2013)	-las experiencias humorísticas pueden ser codificadas a partir de las respuestas obtenidas de fMRI en el CPFDL derecho y el LT derecho hasta dos segundos antes que se produzca la percepción del humor
Shibata et al., (2014)	-EL GFI, el GTM, el GTS, el GFS y e LPI son activados durante la percepción del humor
Wild et al., (2006)	-El CPFI (AB 44/45/47), la UT-P-O (AB 5/7/40/39), y el polo T derecho (20/21/38) son activadas durante la percepción del humor. - Ausencia de activación del LF derecho.

Nota. CPF= Cortex prefrontal; CPFDL = Cortex prefrontal dorsolateral; CPFI = Cortex prefrontal inferior; GCA=Giro cingulado anterior; GCP=Giro cingulado posterior; GFI= Giro frontal inferior; GFF=Giro fusiforme; GFS= Giro frontal superior; GFM= Giro frontal medial; GT= Giro temporal; GRM= Giro temporal medial; GTS=Giro temporal superior; LF= Lóbulo frontal; LT=Lóbulo temporal; UT-O= Unión tempoccipital; UT-P = Corteza temporo-parietal; U T-P-O= Corteza temporo-parieto-occipital

- Estudios que investigan las redes neuronales implicadas en la detección- resolución de incongruencias del humor: El 47% (n=8) estudian el humor desde esta perspectiva, de los cuales un 41% (n=7) emplean técnicas de neuroimagen y electrofisiológicas, el 5,9% (n=1) es un trabajo de revisión. En este apartado se incluyen los trabajos que se centran en la delimitación a nivel neuronal de las fases de detección-resolución de la incongruencia propia del humor, según el paradigma de la detección-resolución de incongruencias enunciado por Suls, 1972 (Ver introducción). Los trabajos emplearon estimulación de tipo visual estática y verbal de tipo fonológico y semántico. No se encontraron diferencias significativas a nivel neural en función del tipo de estimulación empleada. Las diferencias sí que fueron significativas en función del tipo de paradigma empleado en los estudios. Los paradigmas empleados fueron: comparar los procesos de detección-resolución de incongruencia implicado en el humor con los procesos de detección de resolución de incongruencias no humorísticas o con los procesos de detección resolución de incongruencias irresolubles.

En el 42,85% de los trabajos empíricos (n=3) se compararon los procesos de detección-resolución de incongruencias requeridos en las bromas con los procesos de detección-resolución de incongruencias sin base humorística. Todos ellos emplearon IRMf. En el 100% (n=3) se encontró que el GFI participaba en la detección-resolución de las incongruencias. El 33,33% (n=1) habló de la implicación del GFS. El 33,33% (n=1) destacó la activación del CPFM anterior. Relacionándolo con el procesamiento del humor en el que se requiere habilidades relacionadas con la teoría de la mente (Samson, Zysset, y Huber, 2008). Estos autores también destacaron el papel del GCA durante la detección-resolución de incongruencias irresolubles. Esta área ya fue señalado por (Cannon et al., 2008) quien lo relacionó con la evaluación de los chiste como socialmente apropiados y por (Du et al., 2013). El 66,66% (n=2) también reportó la activación de la U T-P en la resolución de la incongruencia (Ver tabla 3).

El 42,85% de los trabajos empíricos (n=3) comparan los procesos de la detección-resolución de incongruencias del humor con los procesos de incongruencias irresolubles. El 66,66% (n=2) se basó en técnicas de IRMf y el 33,33% (n=1) restante utilizó MEG. De los estudios que emplearon IRMf, el 100% (n=2) destacó la activación del GFS. Un 50% (n=1) destacó el papel del CPFM anterior mientras que el otro 50% (n=1) habló del GFM,

relacionándolo con el etapa de detección y no en la de resolución de la incongruencia vinculada al humor (Chan et al., 2013) Finalmente un 50% (n=1) recalco la importancia de la corteza T-P en la resolución de incongruencias resolubles. El 100%(n=1) de los estudios de MEG destacó la activación de la CPFM anterior, el GFS, y el CPFVL (Ver tabla 3).

Finalmente, un 14,3%(n=1) de los trabajos empíricos comparó la ironía, contradicción entre los acontecimientos objetivos observables y lo expresado verbalmente, con variables incongruentes y congruentes (Akimoto et al., 2014). Se comprobó la activación del CPFM en el proceso de comprensión de la ironía. Aunque se destacó el GTI como su mecanismo principal (Ver tabla3)

La única revisión sobre este tema, (Vrticka, Black, et al., 2013) asegura que el GFI tendría un importante papel en el proceso de detección-resolución de incongruencia así como la corteza T-P-O. Además se relaciona el CPFM ventral con las bromas que requieren del uso de la teoría de la mente y el GCA como implicado en el procesamiento erróneo de las incongruencias. En último lugar, se hace referencia a las implicaciones de la amígdala y el sistema mesolímbico en la experimentación positiva del humor.

Tabla 3. Principales resultados de los estudios empíricos sobre la detección-resolución de incongruencias en el humor

Autor	Principales resultados
Akimoto et al., (2014)	-El GTS, el GTI son activados durante el procesamiento de información irónica (incongruencia entre lo que sucede y lo que se dice) -EL CPFM y el GTI derecho están implicados en la comprensión del contexto
(Bekinschtein et al., 2011)	-El GTI y el GFI son activadas durante la resolución de ambigüedades semánticas - El GTI, el GFI izquierdo y la UT-P son activadas durante la resolución de broma semánticas
Chan et al., (2012)	-El GFI bilateral y el GFS izquierdo son activados durante la resolución de incongruencias semánticas
Chan et al., (2013)	- El GTM derecho (AB 21) y el GFM derecho (AB 6) son activados durante la detección de incongruencias - el GFS izquierdo (AB 8) y el LPI izquierdo (AB 40) son activados durante la resolución de incongruencias resolubles

Tabla 3 (Continuación). Principales resultados de los estudios empíricos sobre la detección-resolución de incongruencias en el humor

Autor	Principales resultados
Samson et al., (2008)	<p>-El GFI izquierdo (parte lateral y orbital), la UT-P y el polo temporal son activados durante la resolución de incongruencias resolubles</p> <p>-El CPF derecho y el GCA es activado durante el procesamiento de incongruencias irresolubles.</p> <p>-El CPFam parece implicado en la resolución de incongruencias en las que es necesario una teoría de la mente</p>
Samson et al., (2009)	<p>-La UT-P bilateral, el CPFam y el GFS bilateral presentan una mayor activación durante la resolución de incongruencias resolubles.</p> <p>-No se han encontrado mecanismos específicos relacionados con el procesamiento de estímulos sin sentido</p>
Marinkovic et al., (2011)	<p>- El CTa bilateral y el CPFI izquierdo son activados durante el procesamiento semántico de la información</p> <p>-El GFS derecho (AB 9/10), el GFM (46) derecho, el CPFam, el CPFVL izquierdo y el CTa izquierdo son activados durante la fase de detección-resolución de incongruencias</p>

Nota. **CTa**= Cortex temporal anterior; **CPFI**= Cortex prefrontal inferior; **CPFam**=Cortex prefrontal anteromedial; **CPFDL**= Cortex prefrontal dorsolateral; **CPFVL**= Cortex prefrontal ventrolateral; **GCa**= Giro cingulado anterior; **GFI**= Giro frontal inferior; **GFM**= Giro frontal medial; **GFS** = Giro frontal superior; **LTI**= Lóbulo temporal inferior; **UT-P**= Unión temporo-parietal; **UT-P-O**= Unión temporo-parietooccipital

De entre todos los trabajos empíricos analizados en los apartados anteriores, un 40% (n=6) investiga además la experimentación del humor. De estos, un 83,33% (n=5) hablan de la experimentación emocional positiva inducida por humor. El 80% (n=4) emplea IRMf y el 20% (n=1) emplea PRE. Los estudios de IRMf obtuvieron que en el 100% de los casos la amígdala y/o algún componente del sistema mesolímbico estaban implicados la experimentación del humor, correlacionando positivamente con el nivel de humor experimentado. El 50% (n=2) habla de la implicación del CPFM y el 25(n=1) habla del CPFVL y el CPRDL. En el estudio de PRE se encontró activación en la ínsula y en el GFM. El 16,66% (n=1) restante estudia las expresiones musculares durante la experimentación del humor. Encontrando que el COF es activado durante la desinhibición de expresiones faciales espontáneas durante la experimentación del humor (Ver tabla 4).

Tabla4. Principales resultados de los estudios empíricos sobre la experimentación del humor

Autor	Principales resultados
Akimoto et al., (2014)	- La amígdala, el hipocampo y el GPH son asociados con el grado de ironía percibido - El nivel de activación del CPFDL derecho varía en función del nivel de humor experimentado
(Bekinschtein et al., 2011)	- Correlación positiva entre el nivel de humor experimentado y la activación de la amígdala, el cuerpo estriado ventral y el cerebelo
Chan et al., (2012)	-Correlación positiva entre el nivel de humor experimentado y la activación de la amígdala y el CPFM
(Du et al., 2013a)	-El CPFM, el GFF y la ínsula son activados durante la experimentación del humor. (1250-1400ms)
Osaka et al., (2014)	-La U T-P derecha, el STS, el CPFM y el CPFVL aumentan su activación durante la experimentación del humor.
Wild et al., (2006)	-El LT basal está implicado en la generación de reacciones faciales como respuesta a la percepción del humor -El COF colabora en la desinhibición de expresiones fáciles espontáneas.

Nota: **CPFDL**= Córtex prefrontal dorsolateral; **CPFM** = Córtex prefrontal medial; **CPFVL**=Córtex prefrontal ventrolateral; **COF**=Cortex orbitofrontal; **GFF**= Giro fusiforme; **GFM** = Giro frontal medial; **GPH** = Giro parahipocampal; **U T-P**= Unión temporoparietal; **STS** = Surco temporal superior; **LT**= Lóbulo temporal

Estudios que investigan la influencia de diferencias cualitativas que influyen en la percepción del humor: El 38,46% (n=10) del total del material analizado estudia los factores que influyen en la percepción del humor: diferencias individuales, género y edad, diferencias anatómico-cerebral y disfunciones cerebrales. Uno de los artículos, (Samson et al., 2009) fue incluido en ambas categorías al tratar tanto las redes neuronales implicadas en la percepción del humor como las implicaciones de rasgos de personalidad en la percepción del humor. De ellos el 10% (n=1) son revisiones, el 10% (n=1) emplean pruebas neuropsicológicas y el 70% (n=7) emplean técnicas de neuroimagen: IRMf y el 10% (n=1) electrofisiológicas: EEG

-Trabajos que estudian las implicaciones de los rasgos de personalidad en la percepción del humor: El 30% de los trabajos (n=3) estudian estas características siendo el 30% (n=3) trabajos empíricos que emplean IRMf. El 100% (n=3) de los trabajos apoyan la influencia de las diferencias individuales en la percepción del humor. El 66,6% (n=2) de estos trabajos estudian la correlación entre rasgos concretos de personalidad y su influencia en la percepción del humor: búsqueda de emociones y “personalidad alegre”. Existe una correlación positiva entre altas puntuaciones en la dimensión “búsqueda de emociones” y una mayor activación cerebral durante el procesamiento de “humor sin sentido”, donde la incongruencia no es totalmente resoluble. También es positiva entre altas puntuaciones en “personalidad alegre” y la activación del LPI derecho durante el procesamiento del humor. Por el contrario, la correlación es negativa entre altas puntuaciones en “personalidad alegre” y la activación del GC derecho y el fascículo occipitofrontal derecho.

El 33,3% (n=1) estudió la influencia de la validación social del contenido del humor y su percepción. Existe correlación negativa entre la valoración de bromas sexuales como ofensivas o socialmente inadecuadas y el nivel de gracia experimentado. A nivel anatómico, se encontró que las personas que tienden a considerar las bromas sexuales como más ofensivas presentan una mayor activación en el hipocampo derecho y una disminución de activación del CPFVM durante su procesamiento. Mientras que aquellas personas que tienen una menor tendencia a considerarlas inadecuadas presentan el patrón contrario. Es decir, una disminución de la activación del hipocampo derecho, un aumento de activación de la CPFVM y, además, un aumento de la porción izquierda de la ínsula (Ver tabla 5).

Tabla 5. Principales resultados de los estudios empíricos sobre la influencia de las diferencias de la personalidad y la percepción del humor

Autor	Principales resultados
Goel y Dolan (2007)	<p>-Correlación negativa entre la valoración subjetiva de bromas sexuales como ofensivas y el nivel de gracia experimentado.</p> <p>-El hipocampo derecho aumentó su actividad y el CPFVM disminuyó su actividad durante el procesamiento del humor en las personas que consideraron las bromas como más ofensivas.</p> <p>-El hipocampo derecho disminuyó su actividad y el CPFVM y la porción izquierda de la ínsula la aumentaron durante el procesamiento del humor en las personas que juzgaron las bromas como menos ofensivas.</p>

Tabla 5 (Continuación). Principales resultados de los estudios empíricos sobre la influencia de las diferencias de la personalidad y la percepción del humor

Autor	Principales resultados
Rapp et al., (2008)	-Correlación positiva entre altas puntuaciones en el rasgo “alegre” y la activación del LPI (AB 19/39) derecho -Correlación negativa entre altas puntuaciones en el rasgo “alegre” y la activación del GC (AB 24/32) derecho y el fascículo occipitofrontal derecho.
Samson et al., (2009)	- Correlación positiva ente altas puntuaciones en la dimensión de búsqueda de emociones y con una mayor activación durante el procesamiento de “humor sin sentido” (incongruencias parcialmente irresolubles)

Nota. AB= Área de Brodmann; CPFVM= Cortex prefrontal ventromedial; GC= Giro cingulado; LPI = Lóbulo parietal inferior

-Trabajos que estudian las implicaciones del género y la edad en la percepción del humor: El 20% de los trabajos (n=2) trata esta temáticas. Un 10% (n=1) empleó IRMF mientras que el otro 10% (n=1) utilizó pruebas neuropsicológicas. El estudio basado en técnicas de neuroimagen analizó las diferencias de activación anatómico entre sexos. Se encontraron patrones distintos de activación. Las niñas presentan una mayor activación del GSM derecho, La UTP izquierda, el STS derecho, el cerebelo y la amígdala durante la presentación de estímulos graciosos. Los niños no presentan un patrón de activación diferencial durante el procesamiento del humor sino ante estímulos positivos. Acompañado de una mayor activación del GFF, GFI, LPI, amígdala y CPFVM. El otro estudio, mediante test neuropsicológicos, analizó el efecto de la edad en la percepción del humor. Se comparó a tres grupos de edad en la realización de una tarea de comprensión del humor. Los resultados indican que las personas mayores realizan una peor ejecución, teniendo una mayor tendencia a elegir los finales lógicos que los graciosos. También obtuvieron un menor rendimiento en tareas en las que se necesitaba el uso de la teoría de la mente. En el estudio se relaciona esta mayor tasa de errores con una pérdida en las habilidades relacionadas con la teoría de la mente (Ver tabla 6).

Tabla 6. Principales resultados de los estudios empíricos sobre la influencia del género y la edad en la percepción del humor

Autor	Principales resultados
Vrticka, Neely, et al., (2013)	<ul style="list-style-type: none"> - Las niñas consideraron significativamente más divertidos los videos positivos que los niños -El GSM, el UTP, el STS, el cerebelo y la amígdala izquierda son activados durante el procesamiento del humor en niñas. -Las niñas perciben el contenido gracioso como información más relevante y los niños perciben el contenido positivo como más relevante. - El del GFF, GFI, LPI, amígdala y CPFVM durante el procesamiento de estímulos positivos en niños
Uekermann, Channon, y Daum,(2006)	<ul style="list-style-type: none"> -El grupo de 60-70años obtuvo la menor puntuación en la tarea de reconocimiento del humor que los otros dos grupos. Tendencia a elegir los finales lógicos frente a los graciosos - El grupo de 60-70 años obtuvo menor puntuación en las preguntas que requerían de la teoría de la mente. No mostró diferencias en cuanto a las preguntas que no requerían el uso de la teoría de la mente.

Nota. GSM =Giro Supramarginal; UTP = Unión tempo-parietal; STS= Surco central superior

-Trabajos que estudian las implicaciones de las diferencias anatómico-cerebral en la percepción del humor: El 20% de los trabajos (n=2) estudian esta dimensión. Un 10% (n=1) a partir de IRMf y el otro 10% (n=1) mediante EEG. El estudio que emplea IRMf la influencia del volumen de materia gris y blanca del lóbulo frontal. Obteniendo que un mayor volumen de la materia gris del LF implicaría un mayor tiempo de reacción emocional en la percepción del humor. En el otro estudio, a través del EEG, se analizan las implicaciones de la asimetría anatómicas del lóbulo frontal. Una mayor asimetría del lóbulo izquierdo frente al lóbulo derecho tiene una correlación positiva con el nivel subjetivo de diversión experimentada durante la escucha de bromas. Mientras que la correlación es negativa entre el tiempo necesario para comprender la broma y la tasa de respuesta cardiaca (Ver tabla 7).

Tabla 7. Principales resultados de los estudios empíricos sobre la influencia de las diferencias anatómicas cerebrales en la percepción del humor

Autor	Principales resultados
Papousek et al., (2013)	<ul style="list-style-type: none"> -Una mayor actividad de descanso en el PFC izquierdo, especialmente en el CPFVM está asociado a una mayor tasa de respuesta cardiaca cuando las personas comprenden la broma. - Una mayor asimetría del lado izquierdo del CPF, especialmente en el CPFCM tiene una correlación positiva con el nivel de diversión experimentado y correlaciona negativamente con el tiempo necesario para detectar la incongruencia de la broma.

Tabla 7 (Continuación). Principales resultados de los estudios empíricos sobre la influencia de las diferencias anatómicas cerebrales en la percepción del humor

Autor	Principales resultados
Juckel et al., (2011)	-Correlación positiva entre el volumen de materia gris del LF izquierdo y el tiempo de reacción emocional. - Correlación negativa entre el volumen de materia blanca del LF izquierdo y la velocidad del ojo izquierdo (marcador facial de la expresión del humor mediante la risa)

Nota. CPF= Cortex prefrontal; CPFVM= Cortex prefrontal ventromedial

-Trabajos que estudian las implicaciones de disfunciones cerebrales en la percepción del humor: El 30% (n=3) estudian este tema. El 20% (n=2) emplea IRMf y estudia sujetos con cataplexia. El 10% restantes (n=1) es una revisión bibliográfica. Los estudios empíricos argumentan que aunque los ataques cataplexicos pueden surgir por muy diversas razones lo más frecuente es que sean inducidas por la risa asociada al humor (Meletti et al., 2015; Reiss et al., 2008) El 100% (n=2) señalan el aumento de actividad en la amígdala y el núcleo acumbes con los ataques de cataplexia. En cuanto al lóbulo frontal, el 50% (n=1) señala una mayor activación del GFI en pacientes con cataplexia durante la percepción del humor. Mientras que el otro 50% (n=1) destaca una mayor activación del CPFVM durante la percepción del humor en pacientes cataplexicos (Ver tabla 8).

Por otra parte, el estudio bibliográfico realiza una revisión de los datos relativos a la risa y el llanto patológico. Esta enfermedad consistiría en ataques de risa que podrían durar hasta media hora y que suele ir acompañados de llanto. Estarían causadas principalmente por déficits en los mecanismos inhibidores implicados en el humor; corteza premotora, corteza motor, pedúnculos cerebrales y el tronco cerebral.

Tabla 8.Principales resultados de los estudios empíricos sobre las implicaciones de las disfunciones cerebrales en la percepción del humor

Autor	Principales resultados
Meletti et al., (2015)	-Asociación entre cataplexia tipo 1 y el incremento de la activación en la amígdala, el núcleo acumbes y el CPFVM
Reiss et al., (2008)	-Los sujetos con cataplexia encontraron significativamente menos graciosos los estímulos que el grupo control -El núcleo acumbes, el hipotálamo y el GFI izquierdo presentan una mayor activación en el grupo de pacientes catapléxicos que en el control durante la visualización de estímulos humorísticos

Nota: CPFVM = Cortex prefrontal ventromedial; **GFI**= Giro frontal inferior

5. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Los resultados obtenidos muestran cierta uniformidad en cuanto a las redes neuronales activadas durante la percepción del humor, haciéndose evidente la implicación del córtex prefrontal en el humor. Sin embargo, los resultados obtenidos en los diferentes trabajos son muy heterogéneos. Esto podría explicarse por dos motivos. En primer lugar, la complejidad de estudiar un tema como el humor, vagamente definido y conceptualizado pese a la larga trayectoria de intentos realizados por muy diversas áreas del conocimiento. Por la otra, la escasa investigación relativa al tema y la poca uniformidad en los paradigmas experimentales. Siendo estos de diverso índole en cuanto a la técnica empleada, los objetivos concretos de cada estudio así como el tipo de estimulación empleada y las tareas.

Pese a todo, es posible identificar ciertas redes neuronales que son destacadas al menos en la mitad de los estudios analizados. Siguiendo el paradigma de detección-resolución de incongruencia formulado por Suls (1972), en cuanto a la detección-resolución de incongruencias. Los estudios realizados hasta el momento no ofrecen mucha información sobre las redes implicadas en la detección y en la resolución del humor. Esto puede ser debido al solapamiento temporal que acontece durante estas etapas. Permaneciendo por tanto indiferenciados ambos procesos, hablaremos de una etapa conjunta de resolución-detección. Tras el análisis de los datos obtenidos en este trabajo, podemos señalar que el GFI juega un importante papel en la percepción del humor y más concretamente en el proceso de detección-resolución de incongruencias, como se evidencia en todos los estudios analizados que utilizan resonancia magnética funcional que estudian esta característica (Bekinschtein et al., 2011; Chan et al., 2012; Samson et al., 2008). Destaca la ausencia de activación del GFI durante el procesamiento de incongruencias irresolubles. Estos datos parecen indicarnos que el papel del GFI estaría centrado en la detección-resolución de incongruencias humorísticas siempre y cuando estas sean resolubles. El GFS estaría implicado en la resolución de incongruencias irresolubles (Chan et al., 2013; Samson et al., 2009; Marinkovic et al., 2011). Así mismo, las aportaciones sobre el papel del GCA parecen estar relacionadas con la detección de incongruencias irresolubles, esto parece congruente con lo encontrado en la literatura científica que relaciona esta área con el procesamiento de información contradictoria (Botvinick, Cohen, y Carter, 2004; (Volz, Schubotz, y von Cramon, 2003; Vrticka, Black, et al., 2013). También se ha encontrado activación de esta zona cerebral

durante la evaluación de las bromas como socialmente aceptables (Cannon et al., 2008). Por su parte, el GCP estaría más relacionado con la evaluación de las bromas fuera del contexto social, entendiéndolo como la evaluación positiva o negativa en función del humor producido por las mismas (Cannon et al., 2008). El CPFM estaría relacionada con el procesamiento de la incongruencia así como en la elaboración del humor en la que participaría especialmente el sistema límbico (Akimoto et al., 2014; Bekinschtein et al., 2011; Chan et al., 2012; Du et al., 2013; Osaka et al., 2014; Wild et al., 2006)

Lo encontrado, es congruente con la literatura científica en donde se identifica al CPFM como intermediario entre la información cognitiva y la emocional. Esta relación se debe a las numerosas conexiones de tipo aferentes como eferentes entre esta región y estructuras concretas del sistema límbico (Hutcherson, Montaser-Kouhsari, Woodward, y Rangel, 2015; Morriss, Christakou, y van Reekum, 2015; (Motzkin, Philippi, Wolf, Baskaya, y Koenigs, 2015). La parte antero-medial de la CPFM ha sido relacionada más concretamente con la propuesta de la teoría de la mente para la comprensión del humor.. Es decir, en aquellos casos en los que la personas necesita comprender situaciones en las que participan otras personas y debe realizar inferencias implícitas sobre la participación de las personas en la escena. Resultado esperado teniendo en cuenta la vinculación existente entre el CPFM y la comprensión de los estados mentales propios y de otras personas (Frith y Frith, 1999; Frith y Frith, 2003).

Podríamos concluir, que a nivel neural durante la detección-resolución de incongruencias el GFI jugaría un importante papel, participando en este también el CPFM. Siendo en aquellos casos en los que las incongruencias no son totalmente resolubles solubles estarían implicados el GFS y el CCA durante la detección del procesamiento erróneo de la información. También participaría la corteza T-P-O, destacada por la literatura científica como zona de asociación de la información a distintos niveles (Barnes y Pandya, 1992; Calvert, 2001; Ferstl y von Cramon, 2002; Marjoram et al., 2006).

Una vez elaborada la información humorística entrarían en juego el CPFM y el sistema límbico llevándose a cabo la elaboración de la información emocional positiva producida por el humor, cuyo resultado sería la experimentación humorística. Siendo esta experimentación correspondida con el nivel de activación de dichas estructuras (Bekinschtein

et al., 2011; Chan et al., 2012). La etapa final sería la expresión emocional del humor mediante expresiones fáciles, donde el COF jugaría un importante papel a la hora de desinhibir las expresiones faciales espontáneas que surgen tras la experimentación del humor

La segunda parte del estudio, se centra en las diferencias individuales que influyen en la percepción del humor. La literatura científica apoya ampliamente que pese a existir unos circuitos neuronales comunes estos están sometidos a las individualidades de cada uno (Vrticka, Black, et al., 2013; Samson et al., 2009). Esta hipótesis parece razonable si consideramos el amplio abanico de contenido humorístico y las peculiaridades de cada uno a la hora de procesarlo y vivenciarlo. En este trabajo, se han analizado características tales como los rasgos de personalidad, la edad y el sexo, las diferencias anatómicas y las disfunciones cerebrales. Todas ellas, apoyan la idea de que existen una gran cantidad de factores de tipo anatómico, socio-cultural y personal que influyen en la percepción y la experimentación del humor.

Los estudios que analizan los rasgos de personalidad relacionan características concretas de esta dimensión con diferencias en cuanto a la activación de distintas estructuras y preferencias humorísticas. El nivel de activación en el LPI correlaciona positivamente en sujetos que puntúan más alto en el parámetro “personalidad alegre” (Rapp et al., 2008). Así mismo, sujetos con altas puntuaciones en el rasgo “búsqueda de emociones” tienden a preferir el humor sin sentido, en donde las incongruencias no son totalmente resolubles (Samson et al., 2009). La dimensión socio-cultural también afecta al procesamiento del humor. Las personas que consideran las bromas sexuales como más ofensivas tienden a considerarlas menos graciosas y presentan una mayor activación en el hipocampo y una disminución en el CPFM (Goel & Dolan, 2007).

Señalar también las diferencias encontradas en función de la edad. Los datos disponibles señalan que las estructuras implicadas en la percepción del humor ya juegan un importante papel en los niños (Neely et al., 2012), destacando el córtex T-P-O y el GFI; lo cual es congruente con lo expuesto en apartados anteriores. La activación del GFI es mayor cuanto menor edad se tiene (Neely et al., 2012).

Los estudios sobre personas mayores, señalan que las personas entre 60 y 70 años presentan un deterioro en las tareas de reconocimiento del humor, no siendo significativas

las diferencias en otro tipo de tareas y existiendo déficit en tareas que requieren de la teoría de la mente. Se relaciona esta pérdida en las habilidades perceptivas del humor con un déficit en el uso de la teoría de la mente como integrador de información requerida para el procesamiento exitoso del humor (Uekermann et al., 2006).

En cuanto al género, se ha señalado que las diferencias durante el procesamiento del humor al comparar hombres y mujeres aparece ya en niños (Vrticka, Neely, et al., 2013). Esta información es congruente teniendo en cuenta la diferenciación sexual que existe a nivel cerebral. La activación de estructura mesolímbicas como la amígdala y el cerebelo alcanzaría mayores niveles en niñas, mientras que en los niños predominaría la activación del CPFM durante la percepción del humor (Vrticka, Neely, et al., 2013).

En cuanto a las diferencias anatómicas del lóbulo frontal se han encontrado también diferencias significativas durante la percepción del humor (Juckel et al., 2011; Papousek et al., 2013). Los sujetos que poseen una mayor asimetría del lado izquierdo en el CPF presentan unos mayores niveles de experimentación subjetiva del humor y necesitan menos tiempo de procesamiento (Papousek et al., 2013). Un mayor volumen de materia gris en el LF izquierdo estaría relacionado con un mayor tiempo de reacción emocional frente a estímulos humorísticos, mientras que un mayor volumen de la sustancia blanca está relacionado con una mayor velocidad de expresión emocional tras la percepción del humor (Juckel et al., 2011).

Finalmente, existen trastornos que están relacionados íntimamente con la percepción del humor. La cataplexia es una enfermedad cuya característica principal es la pérdida transitoria del tono muscular. La aparición de los ataques puede surgir por diversas razones pero se ha definido al humor como uno de los principales desencadenantes (Meletti et al., 2015; Taber et al., 2007). Los pacientes cataplexicos presentan una mayor actividad en las estructuras mesolímbicas como la amígdala y el núcleo acumbes durante la percepción del humor en comparación con personas sanas. En cuanto al lóbulo frontal se ha encontrado una mayor activación del GFI y el CPFM. Otra enfermedad íntimamente relacionada con el humor es la enfermedad de la risa y el llanto patológico, cuyo síntoma principal son ataques de risa descontrolados que pueden prolongarse hasta la media hora y pueden ir acompañados de llanto. (Arias, 2011) Esta enfermedad ha sido relacionada entre otros déficits, con un mal

funcionamiento de los mecanismos inhibitorios implicados en la experimentación del humor. Es decir, la corteza prefrontal, la corteza motora y el tronco cerebral.

En vista a los resultados obtenidos, podemos concluir que existe una red implicada de forma específica en la percepción del humor compuesta por el giro frontal superior en el proceso de la detección-resolución de las incongruencias. El giro frontal superior y el giro cingulado anterior en el procesamiento de información errónea en las incongruencias parcialmente irresolubles y la participación del córtex prefrontal medial y del sistema límbico durante la experimentación emocional del humor. También hay que tener presente que existe un amplio número de factores que influyen en la percepción y la experimentación del humor como son los rasgos de personalidad, la edad y el género.

Sería recomendable realizar más investigaciones sobre la percepción del humor, debido a la escasa literatura que aborda este tema y a la heterogeneidad existente en los diferentes estudios en cuanto a, métodos, técnicas y paradigmas utilizados.

6. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Akimoto, Y., Sugiura, M., Yomogida, Y., Miyauchi, C. M., Miyazawa, S., & Kawashima, R. (2014). Irony comprehension: social conceptual knowledge and emotional response. *Human Brain Mapping, 35*(4), 1167-1178. <http://doi.org/10.1002/hbm.22242>
- Amir, O., Biederman, I., Wang, Z., & Xu, X. (2015). Ha ha! versus aha! a direct comparison of humor to nonhumorous insight for determining the neural correlates of mirth. *Cerebral Cortex (New York, N.Y.: 1991), 25*(5), 1405-1413. <http://doi.org/10.1093/cercor/bht343>
- Arias, M. (2011). Neurología de la risa y el humor: Risa y llanto patológico. *Revista De Neurologia, 53*(7), 415-421.
- Barnes, C. L., & Pandya, D. N. (1992). Efferent cortical connections of multimodal cortex of the superior temporal sulcus in the rhesus monkey. *The Journal of Comparative Neurology, 318*(2), 222-244. <http://doi.org/10.1002/cne.903180207>
- Bekinschtein, T. A., Davis, M. H., Rodd, J. M., & Owen, A. M. (2011). Why clowns taste funny: the relationship between humor and semantic ambiguity. *The Journal Of Neuroscience: The Official Journal Of The Society For Neuroscience, 31*(26), 9665-9671. <http://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.5058-10.2011>
- Botvinick, M. M., Cohen, J. D., & Carter, C. S. (2004). Conflict monitoring and anterior cingulate cortex: An update. *Trends in Cognitive Science, 8*, 539-546.
- Carlson, N.R. (2006). Fisiología de la conducta. Madrid: Pearson educacion S.A.
- Calvert, G. A. (2001). Crossmodal processing in the human brain: insights from functional neuroimaging studies. *Cerebral Cortex (New York, N.Y.: 1991), 11*(12), 1110-1123.
- Cannon, R., Lubar, J., Clements, J. G., Harvey, E., & Baldwin, D. (2008). Practical Joking and Cingulate Cortex: A Standardized Low-Resolution Electromagnetic Tomography (LORETA) Investigation of Practical Joking in the Cerebral Volume. *Journal of Neurotherapy, 11*(4), 51-63. <http://doi.org/10.1080/10874200802171494>
- Chan, Y.-C., Chou, T.-L., Chen, H.-C., & Liang, K.-C. (2012). Segregating the comprehension and elaboration processing of verbal jokes: an fMRI study. *NeuroImage, 61*(4), 899-906. <http://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2012.03.052>

Chan, Y.-C., Chou, T.-L., Chen, H.-C., Yeh, Y.-C., Lavalley, J. P., Liang, K.-C., & Chang, K.-E. (2013).

Towards a neural circuit model of verbal humor processing: An fmri study of the neural substrates of incongruity detection and resolution. *NeuroImage*, 66, 169-176.

<http://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2012.10.019>

Dios, H.C., (2015). Sentido del humor: Construcción de la escala de apreciación del humor. Tesis doctoral.

Universidad de Granada.

Dios, H. C., Meléndez, C. P., & Casal, G. B. (2006). Dimensiones de la apreciación del humor. = Dimensional proposal to assess humor appreciation. *Psicothema*, 18(3), 465-470.

Du, X., Qin, Y., Tu, S., Yin, H., Wang, T., Yu, C., & Qiu, J. (201). Differentiation of stages in joke comprehension: evidence from an ERP study. *International Journal of Psychology: Journal International De Psychologie*, 48(2), 149-157. <http://doi.org/10.1080/00207594.2012.665162>

Ferstl, E. C., & von Cramon, D. Y. (2002). What does the frontomedian cortex contribute to language processing: coherence or theory of mind? *NeuroImage*, 17(3), 1599-1612.

Frith, C. D., & Frith, U. (1999). Interacting minds--a biological basis. *Science (New York, N.Y.)*, 286(5445), 1692-1695.

Frith, U., & Frith, C. D. (2003). Development and neurophysiology of mentalizing. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 358(1431), 459-473. <http://doi.org/10.1098/rstb.2002.1218>

Goel, V., & Dolan, R. J. (2001). The functional anatomy of humor: Segregating cognitive and affective components. *Nature Neuroscience*, 4(3), 237-238. <http://doi.org/10.1038/85076>

Goel, V., & Dolan, R. J. (2007). Social regulation of affective experience of humor. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 19(9), 1574-1580. <http://doi.org/10.1162/jocn.2007.19.9.1574>

Goldstein, J., & Paul E. McGhee, P. E. (1972). The psychology of humor: theoretical perspectives and empirical issues. Londres: Academic Press. <http://doi.org/10.1016/B978-0-12-288950-9.50003-1>

Guyton- Hall. (1996). tratado de fisiología médica. Barcelona: Elsevier España.

Hutcherson, C. A., Montaser-Kouhsari, L., Woodward, J., & Rangel, A. (2015). Emotional and Utilitarian Appraisals of Moral Dilemmas Are Encoded in Separate Areas and Integrated in Ventromedial

- Prefrontal Cortex. *The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience*, 35(36), 12593-12605. <http://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3402-14.2015>
- Jauregui, E.S. (2012). ¿La teoría perdida de Aristóteles? La risa como señal de una falta estética: Diálogo filosófico, 28(82), 35-54
- Juckel, G., Mergl, R., Brüne, M., Villeneuve, I., Frodl, T., Schmitt, G., & Meisenzahl, E. M. (2011). Is evaluation of humorous stimuli associated with frontal cortex morphology? A pilot study using facial micro-movement analysis and MRI. *Cortex; a Journal Devoted to the Study of the Nervous System and Behavior*, 47(5), 569-574. <http://doi.org/10.1016/j.cortex.2010.04.004>
- Katz, B. F. (1993). A Neural Resolution of the Incongruity-resolution and Incongruity Theories of Humour. *Connection Science*, 5(1), 59-75. <http://doi.org/10.1080/09540099308915685>
- Marinkovic, K., Baldwin, S., Courtney, M. G., Witzel, T., Dale, A. M., & Halgren, E. (2011). Right hemisphere has the last laugh: neural dynamics of joke appreciation. *Cognitive, Affective & Behavioral Neuroscience*, 11(1), 113-130. <http://doi.org/10.3758/s13415-010-0017-7>
- Marjoram, D., Job, D. E., Whalley, H. C., Gountouna, V.-E., McIntosh, A. M., Simonotto, E., & Lawrie, S. (2006). A visual joke fMRI investigation into Theory of Mind and enhanced risk of schizophrenia. *NeuroImage*, 31(4), 1850-1858. <http://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2006.02.011>
- Martin, R. A. (2000). Humor and laughter. En A. E. Kazdin y A. E. (Ed) Kazdin (Eds.), *Encyclopedia of psychology*, Vol. 4. (pp. 202-204). Washington, DC, US; New York, NY, US: American Psychological Association.<http://search.ebscohost.com/login.aspx?direct=true&db=psyh&AN=200412702086&site=ehost live>
- Meletti, S., Vaudano, A. E., Pizza, F., Ruggieri, A., Vandi, S., Teggi, A., & Plazzi, G. (2015). The Brain Correlates of Laugh and Cataplexy in Childhood Narcolepsy. *The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience*, 35(33), 11583-11594. <http://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0840-15.2015>
- Morriss, J., Christakou, A., & van Reekum, C. M. (2015). Intolerance of uncertainty predicts fear extinction in amygdala-ventromedial prefrontal cortical circuitry. *Biology of Mood & Anxiety Disorders*, 5, 4. <http://doi.org/10.1186/s13587-015-0019-8>

- Motzkin, J. C., Philippi, C. L., Wolf, R. C., Baskaya, M. K., & Koenigs, M. (2015). Ventromedial Prefrontal Cortex Is Critical for the Regulation of Amygdala Activity in Humans. *Biological Psychiatry*, 77(3), 276-284. <http://doi.org/10.1016/j.biopsych.2014.02.014>
- Neely, M. N., Walter, E., Black, J. M., & Reiss, A. L. (2012). Neural correlates of humor detection and appreciation in children. *The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience*, 32(5), 1784-1790. <http://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.4172-11.2012>
- Osaka, M., Yaoi, K., Minamoto, T., & Osaka, N. (2014). Serial changes of humor comprehension for four-frame comic Manga: an fMRI study. *Scientific Reports*, 4, 5828. <http://doi.org/10.1038/srep05828>
- Papousek, I., Schuster, G., Weiss, E. M., Samson, A. C., Freudenthaler, H. H., & Lackner, H. K. (2013). Frontal brain asymmetry and transient cardiovascular responses to the perception of humor. *Biological Psychology*, 93(1), 114-121. <http://doi.org/10.1016/j.biopsycho.2012.12.004>
- Rapp, A. M., Wild, B., Erb, M., Rodden, F. A., Ruch, W., & Grodd, W. (2008). Trait cheerfulness modulates BOLD response in lateral cortical but not limbic brain areas—A pilot fMRI study. *Neuroscience Letters*, 445(3), 242-245. <http://doi.org/10.1016/j.neulet.2008.09.017>
- Reiss, A. L., Hoefft, F., Tenforde, A. S., Chen, W., Mobbs, D., & Mignot, E. J. (2008). Anomalous Hypothalamic Responses to Humor in Cataplexy. *PLoS ONE*, 3(5), e2225. <http://doi.org/10.1371/journal.pone.0002225>
- Rhoades, R. A & Tanner G.A. (1997). Fisiología médica. Madrid: Panamericana.
- Rolón, G. (2014). Historias inconscientes. Madrid: Planeta
- Rouvière, H., & Delmas, A. (2005). Anatomía humana: descriptiva, topográfica y funcional, Volumen4. Barcelona: Elsevier España.
- Samson, A. C., Hempelmann, C. F., Huber, O., & Zysset, S. (2009). Neural substrates of incongruity-resolution and nonsense humor. *Neuropsychologia*, 47(4), 1023-1033. <http://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2008.10.028>
- Samson, A. C., Zysset, S., & Huber, O. (2008). Cognitive humor processing: Different logical mechanisms in nonverbal cartoons—an fMRI study. *Social Neuroscience*, 3(2), 125-140. <http://doi.org/10.1080/17470910701745858>

- Sawahata, Y., Komine, K., Morita, T., & Hiruma, N. (2013). Decoding humor experiences from brain activity of people viewing comedy movies. *PloS One*, 8(12), e81009. <http://doi.org/10.1371/journal.pone.0081009>
- Shammi, P., & Stuss, D. T. (1999). Humour appreciation: a role of the right frontal lobe. *Brain: A Journal of Neurology*, 122 (Pt 4), 657-666.
- Shibata, M., Terasawa, Y., & Umeda, S. (2014). Integration of cognitive and affective networks in humor comprehension. *Neuropsychologia*, 65, 137-145. <http://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2014.10.025>
- Stuss, D. T., Alexander, M. P., Floden, D., Binns, M. A., Levine, B., McIntosh, A. R., & Hevenor, S. J. (2002). Fractionation and Localization of Distinct Frontal Lobe Processes: Evidence from Focal Lesions in Humans. En D. T. Stuss & R. T. Knight (Eds.), *Principles of Frontal Lobe Function* (pp. 392-407). Oxford University Press.
- Suls, J. M. (1972). A two-stage model for the appreciation of jokes and cartoons: An information processing analysis. In J. Goldstein & P. McGhee (Eds.), *The psychology of humor: Theoretical perspectives and empirical issues* (pp. 81-100). New York: Academic Press.
- Taber, K. H., Redden, M., & Hurley, R. A. (2007). Functional Anatomy of Humor: Positive Affect and Chronic Mental Illness. *Journal of Neuropsychiatry*, 19(4), 358-362. <http://doi.org/10.1176/appi.neuropsych.19.4.358>
- Uekermann, J., Channon, S., & Daum, I. (2006). Humor processing, mentalizing, and executive function in normal aging. *Journal of the International Neuropsychological Society: JINS*, 12(2), 184-191. <http://doi.org/10.1017/S1355617706060280>
- Vrticka, P., Black, J. M., & Reiss, A. L. (2013). The neural basis of humour processing. *Nature Reviews. Neuroscience*, 14(12), 860-868. <http://doi.org/10.1038/nrn3566>
- Vrticka, P., Neely, M., Walter Shelly, E., Black, J. M., & Reiss, A. L. (2013). Sex differences during humor appreciation in child-sibling pairs. *Social Neuroscience*, 8(4), 291-304. <http://doi.org/10.1080/17470919.2013.794751>
- Warren, C., y McGraw, A. P. (2016). Differentiating what is humorous from what is not. *Journal of Personality and Social Psychology*, 110(3), 407-430. <http://doi.org/10.1037/pspi0000041>

Lóbulo frontal y humor

Wild, B., Rodden, F. A., Rapp, A., Erb, M., Grodd, W. R., & Ruch, W. (2006). Humor and smiling: Cortical regions selective for cognitive, affective, and volitional components. *Neurology*, 66(6), 887-893.
<http://doi.org/10.1212/01.wnl.0000203123.68747.02>